© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Über die Knöllchenbildung an den Gametophyten der Farngattung ANOGRAMMA

W. HAGEMANN

Abstract:

The development of the gametophytes and especially the tubercles of *Anogramma chaerophylla* and *A. leptophylla* was reinvestigated. The prothallia of these ferns are known as asymmetric thallus constructions. Contrary to this, in *A. leptophylla* the normal symmetric construction was also observed, i.e. gametophytes with two wings on a midrib. Such gametophytes were produced by reactivated tubercles after dormancy. The tubercles of *Anogramma* have different purposes: 1. serving for the survival of drought periods, 2. vegetative propagation of the gametophytes, 3. being marsupia, when containing a sheltered embryo, which uses them for developing into a annual sporophyte. The principles of gametophyte construction were discussed in the context of an organismic concept of plants. The significance of the tubercles for the evolution of roots is underlined.

Es mag eigenartig erscheinen, wenn ich Frau KUTSCHERA eine Studie über die bekannte Knöllchenbildung an Farngametophyten widmen möchte, wo sie ihr Leben doch ganz der Wurzelforschung verschrieben und hier auch Bewundernswürdiges geleistet hat und immer noch leistet. Leider kann ich auf dem Gebiet der Wurzelforschung nichts besonderes bieten. Ganzheitliche Morphologie, mit der ich mich beschäftige, muß natürlich wesentlich die Wurzeln berücksichtigen. Die Arbeiten von Frau KUTSCHERA haben dafür bereits ein solides Fundament und mir die wichtigsten Anregungen dazu geliefert. Dafür möchte ich mich mit dieser Arbeit bei ihr besonders bedanken.

Einleitung

Das Wurzelorgan ist zweifellos das rätselhafteste Grundorgan der Kormophyten, insbesondere was seinen Ursprung angeht. Deshalb ist jeder Hinweis wichtig, der zur Klärung dieser Frage beitragen könnte und da sind die Knöllchen von *Anogramme* nicht ganz ohne Belang. Die Vermutungen über den Ursprung der Wurzeln gehen dahin, sie von blattlosen Sprossen - Telomen - herzuleiten, die Urpflanzen entwickelten, um Landpflanzen im Boden zu verankern und sie mit Wasser zu versorgen (zur Telomtheorie vgl. ZIMMERMANN 1959: 150; kritische Anmerkungen dazu SIEGERT 1974).

Die grünen Landpflanzen besitzen autotrophe, i.d.R. offene, d.h. unbegrenzt wachsende Vegetationskörper. Bei den Kormophyten ist dies vordergründig der Kormus, worunter man seit Alexander BRAUNS (1849: 120) Unterscheidung von Blättern, Achsenkörpern und Wurzeln einen derartig differenzierten Vegetationskörper versteht, mit Wilhelm TROLL (1973: 20) einen bewurzelten Sproß. Die Pflanzen mit dieser Organisation hat er als „Rhizophyten" gekennzeichnet. Den Pflanzen mit einfacherer Organisation, sogen. Thallophyten, fehlen Wurzeln, weshalb sie im Sinne von TROLL auch „Arrhizophyten" wären. Vergleicht man Moose und Farne mit ihren Generationswechseln, so kommt man jedoch mit diesen Ausdrücken in Schwierigkeiten. Moose wären zwar durchweg Arrhizophyten. Ihr Vegetationskörper ist allein der Gametophyt, der bei hochentwickelten Gruppen zwar Sprosse bilden kann (Laubmoose und beblätterte Lebermoose), deren sogen. Sporophyten jedoch keine Vegetationskörper sind, sondern stets einzelne Sporangien, die allerdings mit oft beachtlich hochdifferenzierten Hilfseinrichtungen zur Ausbreitung der Sporen ausgestattet sind, im einfachsten Fall jedoch auch nicht einmal ein Sporangium bilden, sondern die reifen Sporen schließlich im Archegoniumbauch bereitstellen (*Ricciaceae*). Die Farne hingegen besitzen Vegetationskörper in beiden Generationen, von denen nur der Sporophyt Rhizophyt, der Gametophyt hingegen Arrhizophyt

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und darin von Moosen nicht verschieden ist. Der Rhizophyt ist offen und kann beliebig viele Sporangien erzeugen.

Die Vegetationskörper dieser in vieler Hinsicht ursprünglichen Landpflanzenabteilungen gehören dem "Repens-Typus" oder Wandertyp (= "migrant type") an (HAGEMANN 1997). So möchte ich offene Pflanzen nennen, die an der Spitze mittels eines "Blastozons" (= Apikalmeristem) wachsen und gleichzeitig am alternden Ende, dem "Nekrozon" absterben. Wachsend kriechen sie über das Substrat und sterben rückwärts permanent ab. Als Organismen sind sie potentiell unsterblich und gerade das kennzeichnet sie als "Gewächse" in Vergleich zum Tier mit seinem vorbestimmten organismischen Tod.

Die Grundfunktionen der Wurzel sind: Verankerung, Wasser- und Mineralaufnahme, Assimilatspeicherung, alles Funktionen, die nicht nur für Rhizophyten, sondern auch für Arrhizophyten notwendig sind. Nach Auffassung von Frau KUT-SCHERA könnte die Speicherfunktion die ursprünglichste sein (KUTSCHERA & LICHENEGGER 1992: 3). Sie könnte mithin Anlaß für die Evolution dieses Organs gewesen sein. Farngametophyten wie Moose sind kleine Arrhizophyten. Beide entwickeln im einfachen Fall auf dem Boden liegende bandförmige Thalli, die sich mit Rhizoiden verankern, mit ihrer Hilfe Wasser aufnehmen und transportieren. Gestalt und Konstruktion sind in beiden Gruppen konvergent. In speziellen Fällen bilden sie an ihrer Thallusunterseite knollige Speicherorgane, die in den Boden eingesenkt werden und mit Rhizoiden besetzt sind. Damit überdauern sie ungünstige Klimaperioden, um bei Besserung neue Vegetationskörper mit den Speichervorräten aufbauen zu können. Die Knöllchen nehmen dabei Wasser aus dem Boden auf. Solche Knöllchen dienen zwar nicht nur der Erneuerung der Pflanzen, sondern können darüber hinaus auch als Brutbeutel (Marsupien) dienen, dann nämlich, wenn sie einen Embryo beherbergen. Dieser würde beim Auswachsen das Knöllchen und damit den Gametophten, im Fall der Moose oft nur den knöllchentragenden Thalluszweig aufzehren. Betrachtet man die rein vegetativen Knöllchen, so vereinigen sie in sich die Funktionen der Wurzel und sind zudem i.d.R. in den Boden eingesenkt. Was ihnen fehlt, ist dauerhaftes Wachstum, d.h. ein offenes Meristem. Könnte es da nicht sein, daß die Konservierung des Knöllchendickenwachstums in einer zentralen Zone das Knöllchen in eine Wurzel verwandelt hat? Diese Frage scheint mir berechtigt und deshalb könnten die Knöllchen, Marsupien und vergleichbare Organe der thallösen Landpflanzen auch für Wurzelforscher interessant sein (HAGEMANN 1992).

Untersuchungsmaterial und Methoden

Die hier publizierte Studie kann nur eine von vielen sein. Sie befaßt sich mit den Knöllchen an den Prothallien von *Anogramma chaerophylla* (DESV.) LINK und *A. leptophylla* (L.) LINK, mit denen sich bereits GOEBEL(1877, 1889, 1930) eingehend befaßt hatte. Pflanzen beider Arten standen mir reichlich zur Verfügung. Ihre Prothallien lassen sich schnell aus Sporen heranziehen. *A. leptophylla* ist weltweit verbreitet und kommt in Südeuropa auf Silikatgestein vor. Schon in den 70iger Jahren in Portugal gesammelt, kultiviere ich die Pflanzen aus ihren Sporen und den Knöllchen, die ich periodisch der Austrocknung aussetze. *A. chaerophylla* konnte ich im Dezember 1996 in Argentinien (Isla Martin Garcia im Rio de la Plata gegenüber Buenos Aires) mit Hilfe von Prof. E.R. DE LA SOTA sammeln und ebenfalls aus Sporen ziehen. Hier reichte indessen die Zeit noch nicht, um den Wiederaustrieb der Knöllchen zu beobachten. Meine Kulturen wuchsen bei Tageslicht in Petrischalen auf Buntsandsteinsand, einfachem Torf und auf "Jiffy-Torfquelltöpfen" heran. Diese konnten im Sommer an schattigen Stellen im Garten, im Winter am Fenster aufgestellt werden. Beobachtungen, Photographie, Zeichnungen wurden mit normalen lichtmikroskopischen Geräten, z.T. auch mit einem Rasterelektronen-Mikroskop an Kunstharzreplika ausgeführt.

Ergebnisse

Die Entwicklung der Prothallien am Beispiel von *Anogramma chaerophylla*: Weil die Sporenkeimung und

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

frühe Prothallienentwicklung bei beiden Arten keine nennenswerten Unterschiede aufweist, habe ich nur die Frühstadien von *A. leptophylla* abgebildet. Die ersten Entwicklungsstadien von *A. chaerophylla* sind von GOEBEL (1889) sorgfältig dargestellt und unterscheiden sich nicht von *A. leptophylla*. Die Regel ist, daß sich die Gametophyten beider Arten über längere Zeit gänzlich unverzweigt und asymmetrisch entwickeln (Abb. 1-5). Öfters, vor allem bei mangelhafter Versorgung, ist der Flügel in schmale Lappen verzweigt. GOEBEL (1877, 1989) hat die Verzweigung der Prothallienflügel für das normale Verhalten bei diesen Pflanzen angesehen. Unverzweigte Formen hat er, sofern ich ihn richtig verstehe, damit erklärt, daß eine frühe asymmetrische Verzweigung stattfinde, einer der Zweige jedoch nicht auswachse. Nach meinen Beobachtungen trifft dies jedoch nicht zu, insbesondere nicht für kräftig wachsende Prothallien. Ein mehr oder weniger langer terminal wachsender Zellfaden mit kleinem Blastozon, das nur die Spitze der Terminalzelle einnimmt, erstarkt früher oder später abhängig von den individuellen Lichtverhältnissen und geht an seiner Spitze zu flächigem Wachstum über. Dabei beginnen sich schon die spitzennahen Fadenzellen zu verbreitern und abzuflachen. Die kleiner werdenden Terminalzellen gehen zu Flächenwachstum über, ohne daß eine Scheitelzelle erkennbar würde. So wird das erstarkende Blastozon selbst in mehrere Zellen unterteilt, so daß das Prothallium seine Entwicklung vorübergehend spatelförmig fortsetzt (HAGEMANN 1997). Die von MEHRA & SANDHU (1976) und BAROUT-

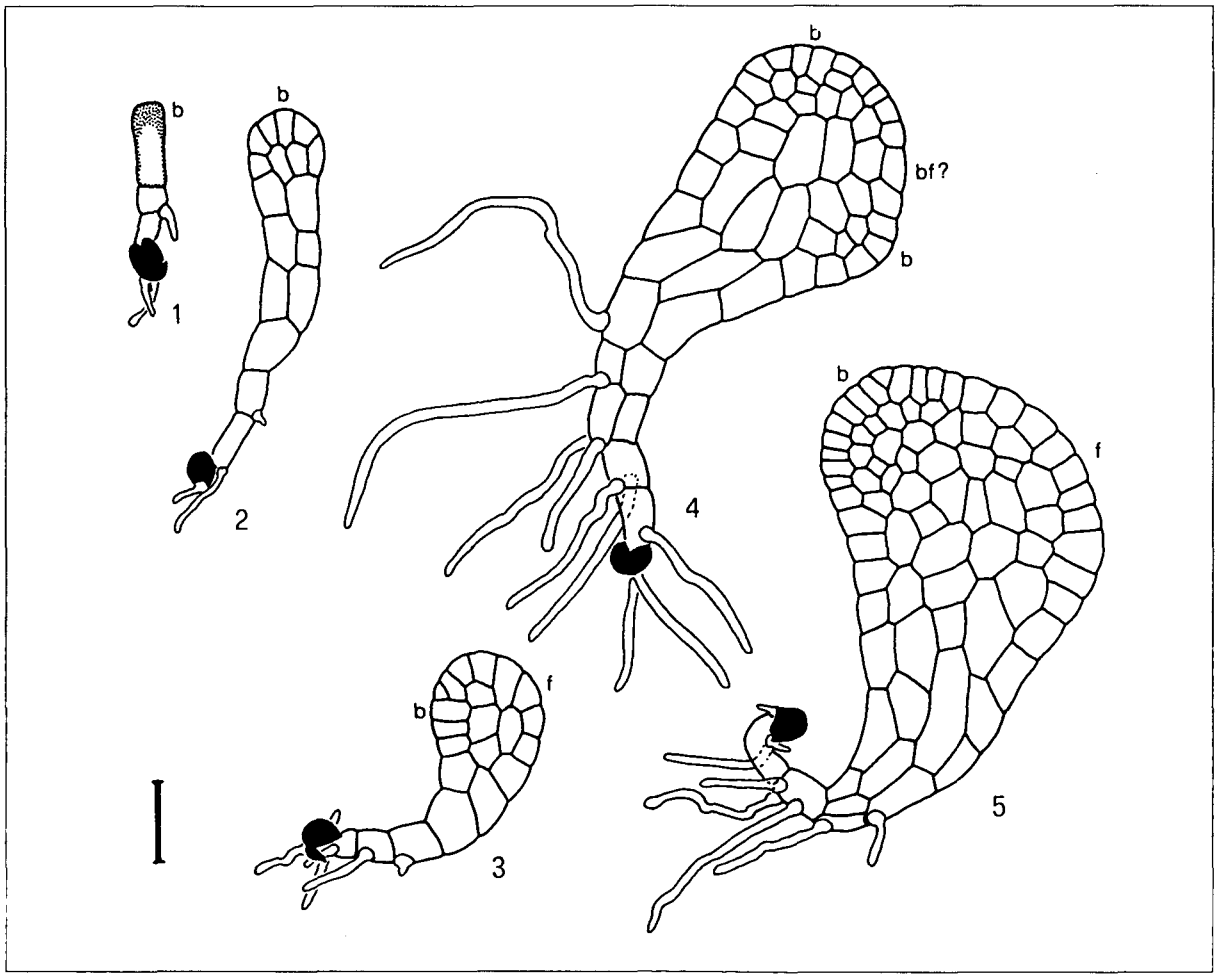

Abb. 1-5: *Anogramma leptophylla:* Entwicklung im Anschluß an die Sporenkeimung. b = Blastozon, f = Flügel, bf? = möglicherweise Blastozonfraktionierung. Meßbalken 100 µm.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

SIS (1976) beschriebene Fadenverbreiterung durch Längsteilung aller Fadenzellen konnte ich nicht beobachten. Möglicherweise geschieht dies auf anderen Substraten. Deshalb mit NAYAR & KAUR (1971), oder BAROUTSIS (1976) von einem besonderen Keimungstyp („*Vittaria*"-Typ) zu sprechen, scheint mir nicht gerechtfertigt, wenn die Form der Keimpflänzchen substrat- und lichtanhängig ist. Schon bald wird die erste Asymmetrie beim weiteren Wachstum erkennbar (Abb. 1-5). Während das stets durch Kleinzelligkeit erkennbare Blastozon nur an einer Seite erhalten bleibt, greift das Streckungswachstum von der letzten Fadenzelle an der anderen Seite auf den Flächenteil des Prothalliums über, von wo es allmählich bis über seine Spitze fortschreitet. Dadurch krümmt sich das Prothallium um das nun seitlich angeordnete Blaston ein. Schaut man sich ein älteres Prothallium von *A. chaerophylla* an, so sieht man einen einseitigen, mehr oder weniger gelappten Flügel und ein kürzeres, eingezogenes Blastozon an der gegenüberliegenden Seite (Abb. 6). In seinem kleinzelligsten Bereich zeigt sich auch schwaches Dickenwachstum. In dem Maß, als das Gewebe abwärts zur Streckung übergeht, entwickeln sich Rhizoide und im abgebildeten Beispiel auch Antheridien. Der Flügel an der rechten Seite besteht durchgehend aus einzellschichtigem, gestrecktem Gewebe. Im abgebildeten Fall beginnt sich submarginal an der Basis über dem Nekrozon ein Knöllchen aus wenigen Zellen zu entwickeln. Der älteste Teil des Prothalliums ist bereits abgestorben.

Die einseitige Entwicklung setzt sich konsequent fort. Der Flügel sitzt einem schwach entwickelten blastozonalen Rand an, weshalb er sich bei weiterem Wachstum schraubig einkrümmt und dem Prothallium sichelförmige Gestalt verleiht (Abb. 7, 8). Wo das Gewebe des verdickten Randes zur Streckung übergeht, entstehen weitere Rhizoide und Gametangien, insbesondere Antheridien. Archegonien konnte ich zwar keine beobachten und fand sie auch nur an Knöllchen, doch BAROUTSIS (1976) fand Archegonien auch außerhalb der Knöllchen. Sie könnten in den verdickten, rippenartigen Rand eingesenkt sein. Die insgesamt sichelförmige bis schraubige Form der Gametophyten, die in Abb. 8 zu sehen ist, kann man mit der einflügeligen *Riella helicophylla* bei den

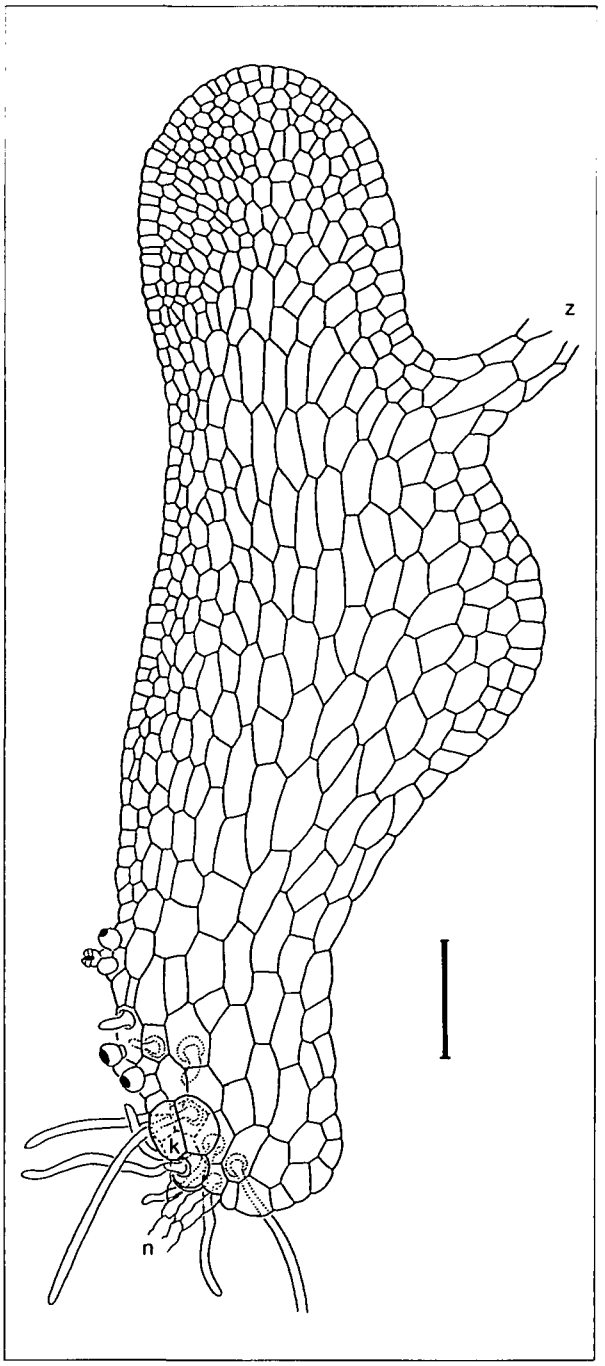

Abb. 6: *A. chaerophylla:* Junges asymmetrisches Prothallium. Das Blastozon vergrößert links an der Spitze den Flügel nach rechts, der seinerseits das Blastozon nach links biegt. Das untere Blastozon im geradegestreckten Teil ist bereits zwei- bis dreizellschichtig. Das gestreckte basale Gewebe bildet hier Rhizoide und trägt entleerte Antheridien sowie eine Knöllchenanlage. k = Knöllchenanlage, n = Nekrozon, z = Basis eines Zweiges, der möglicherweise aus einer kleinen Blastozonfraktion entstanden ist (vgl. Abb. 4). Meßbalken 200 µm.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

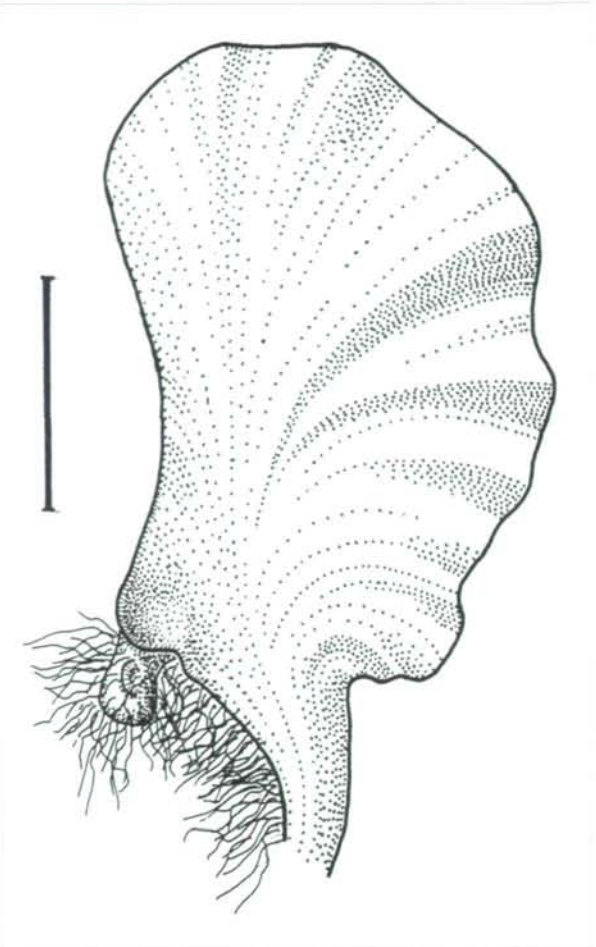

Abb. 7: *A. chaerophylla:* Habitus eines fortgeschrittenen Prothalliums mit einem gestielten, ausgesackten Knöllchen, das von einem vom Blastozon umrahmten Prothalliumlappen gebildet worden ist. Meßbalken 1 mm.

Hepaticae vergleichen. Der Flügel kann jedoch seinerseits im Bereich seines Blastozons fraktioniert und so in schmale, bandförmige Zweige aufgelöst werden, welche selbst wieder zu entsprechend schiefen Formen erstarken können. Das war möglicherweise in Abb. 4 und 6 der Fall, was den von GOEBEL (1877, 1889) geschilderten Fällen entsprechen würde. Durch das Voranschreiten des Nekrozons isoliert, tragen sie zu vegetativer Vermehrung der Prothallien bei.

Anders als BAROUTSIS (1976) möchte ich als Knöllchen alle begrenzten Anschwellungen unabhängig von ihrer Größe und Funktion bezeichnen. Ein lediglich verdickter Rand oder eine gleichmäßig verdickte Mittelrippe sind keine Knöllchen. Die Prothallium-Knöllchen von *Anogramma*-Arten sind äußerst variabel in bezug auf Größe, Form, Entstehung und Funktion. Ihre Funktion als "Archegoniophore" ist nur eine von anderen, weshalb ich diese Bezeichnung vermeiden möchte. In GOEBELS (1877, 1889) Arbeiten sind die verschiedenen Knöllchenformen erwähnt, doch ist ihre Entwicklung und ihr Verhältnis zum Blastozon unklar geblieben. Deshalb soll die Entwicklung dieser Strukturen hier präzisierend dargestellt werden.

Im einfachsten Fall bilden sich an schnell wachsenden noch kleinen Prothallien an der Basis der blastozonalen Thallusseite winzige Anschwellungen aus einzelnen oder wenigen schon gestreckten Zellen in unmittelbarer Nachbarschaft des Nekrozons. Die Randzellen selbst können dabei in die Verdickung einbezogen werden (Abb. 6, 9). Diese Knöllchen entwickeln aus ihren Oberflächenzellen Rhizoide und Antheridien. Archegonien fehlen i.d.R.. Sie bleiben meistens sehr klein und überschreiten kaum 0,3 mm Durchmesser. Sie können auf die schon von GOEBEL (1889) beschriebene Weise ein öhr-

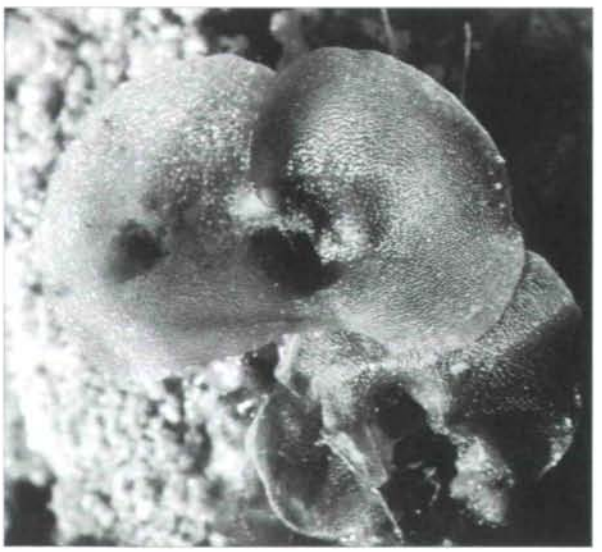

Abb. 8: Photographie eines zweieinhalb Monate alten, schraubig eingewundenen Prothalliums von *A. chaerophylla*. An der verdickten Innenkante sind Rhizoiden zu sehen, im jungen blastozonumrandeten Flügelappen ist ein Knöllchen sichtbar. Rechts unten, z.T. vom linken Prothallium überdeckt, liegt ein zweites Prothallium, das ganz rechts unten eine Knöllchenbildung wie in Abb. 13 zeigt. Die Bildbreite entspricht etwa 1 cm in der Realität.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

chenförmiges Blastozon anlegen (Abb. 10). Dies muß schon deshalb geschehen, weil sie in relativ großer Entfernung vom Blastozon entstehen. Die Hauptfunktion dieser Knöllchen dürfte, wie schon GOEBEL (1889) schrieb, die von Gemmen sein. Sie werden entweder durch das Fortschreiten des Nekrozons oder das Absterben des Prothalliums bei Beginn der Trockenzeit isoliert. Bei Absinken der Temperaturen mit dem Einsatz der neuen Regenzeit erzeugen sie ein neues Prothallium (BAROUTSIS 1976).

Ein anderer Knöllchentyp, der in Abb. 11 wiedergegeben ist, kann sich bei kräftigen Pflanzen im basalen Bereich des Blastozons bilden. Es besteht aus einer begrenzten Randanschwellung, die sich am Übergang des Blastozons zum ausreifenden mit Rhizoiden versehenen Thallusrand bildet. Unmittelbar darüber befindet sich aktives Blastozon, das in das Knöllchen einbezogen wird und auf das obere Ende des Knöllchens übergreift. Hier wächst das Blastozon zu einem öhrchenförmigen Gebilde aus, das später, wie ein Zweig mit dem Knöllchen vom Mutterblastozon abgetrennt wird. Auch diese bis etwa 500 µm großen Knöllchen dienen wohl im wesentlichen als Gemmen, wenn sie auch nach ihrer Größe zu urteilen einen Embryo enthalten könnten und dann in der nächsten Vegetationsperiode einen Sporophyten anstelle des Thallus erzeugen müßten.

Kräftige Prothallien von *Anogramma chaerophylla* setzen ihre Entwicklung bei optimalen Wachstumsbedingungen unverzweigt in der beschriebenen Schraubenform fort. Bei diesem Wachstum schiebt sich das schiefe Blastozon stark gegenüber dem mit Rhizoiden besetzten, seitlichen Rippenabschnitt lappenartig vor (Abb. 7, 12). Der nun vom Blastozon eingerahmte Mittelteil dieses Lappens beginnt sich löffelartig einzudellen und verdickt sich dabei vorwiegend an seiner Unterseite. Im Grunde entspricht dadurch der vom Blastozon umrahmte Lappen der Anlage nach einem zweiflügeligen Thalluslappen. Die fortschreitende, abwärts erfolgende Verdickung wächst sich zu einem kräftigen kugelrunden Knöllchen aus, das mit einem stielartigen Abschnitt mit den Prothallium verbunden ist. Es hängt wie eine zentrale Aussackung an der Unterseite des Thalluslappens, ist gänzlich von der Prothalliumunterseite umschlossen, die zahlreiche Rhizoiden ausbildet. Das wachsende Knöllchen schiebt sich in den Boden und bildet an seiner Vorderseite auch zahlreiche Archegonien aus. Die Knöllchenanlage ist zwar vom primären Blastozon breit umrahmt. Der Spreitensaum ist jedoch so breit, daß er i.d.R. bei Eintritt der Trockenzeit mitsamt dem Blastozon abstirbt. Vor allem bei den gestielten Formen wird ein zusätzliches Blastozon am Knöllchen auf die schon von GOEBEL (1889) beschriebene Weise angelegt (Abb. 12). Mit Hilfe dieses Blastozons kann das Knöllchen nach dem Ende einer Trockenzeit - sofern es keinen Embryo birgt - wieder zu einem Prothallium auswachsen.

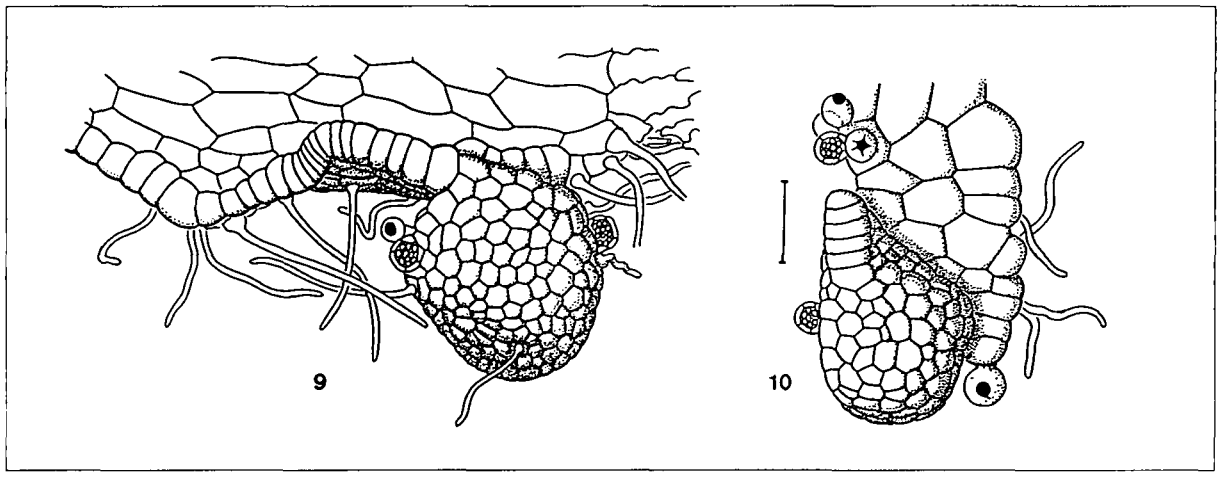

Abb. 9-10: *A. chaerophylla:* Kleine Knöllchen ohne Archegonien, doch mit Antheridien, wie sie aus Anlagen des Stadiums in Abb. 6 hervorgehen. In Abb. 10 ist ein Blastozon angelegt, das in Abb. 9 fehlt. Meßbalken 100 µm.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bei vollerstarkten, sichelförmigen oder spiralig geformten Prothallien entstehen die stärksten Knöllchen bei *A. chaerophylla* quasi als Seitenzweige 2. Ordnung (Abb. 8, 13, 14). Die Entwicklung beginnt wie im vorangegangenen Fall mit der Bildung eines breiteren, etwas wannenförmigen Lappens im basalen Bereich des Blastozons, der auch schwach verdickt, unterseits Rhizoiden ausbildet. Daran aber entsteht wiederum im basalen Bereich des Blastozons - vergleichbar der Fiederanlegung an einem pedaten Fiederblatt - ein zweiter schmaler Thalluszweig - ebenfalls vom Blastozon umrahmt. Dieser tritt insgesamt in starkes Dickenwachstum ein, das nicht nur für eine kräftige ventrale Aussackung seiner Unterseite sorgt, sondern auch eine, wenngleich schwächere Aufwölbung der Oberseite bewirkt (Abb. 13, 14). Er entwickelt sich zu einem kräftigen Knöllchen

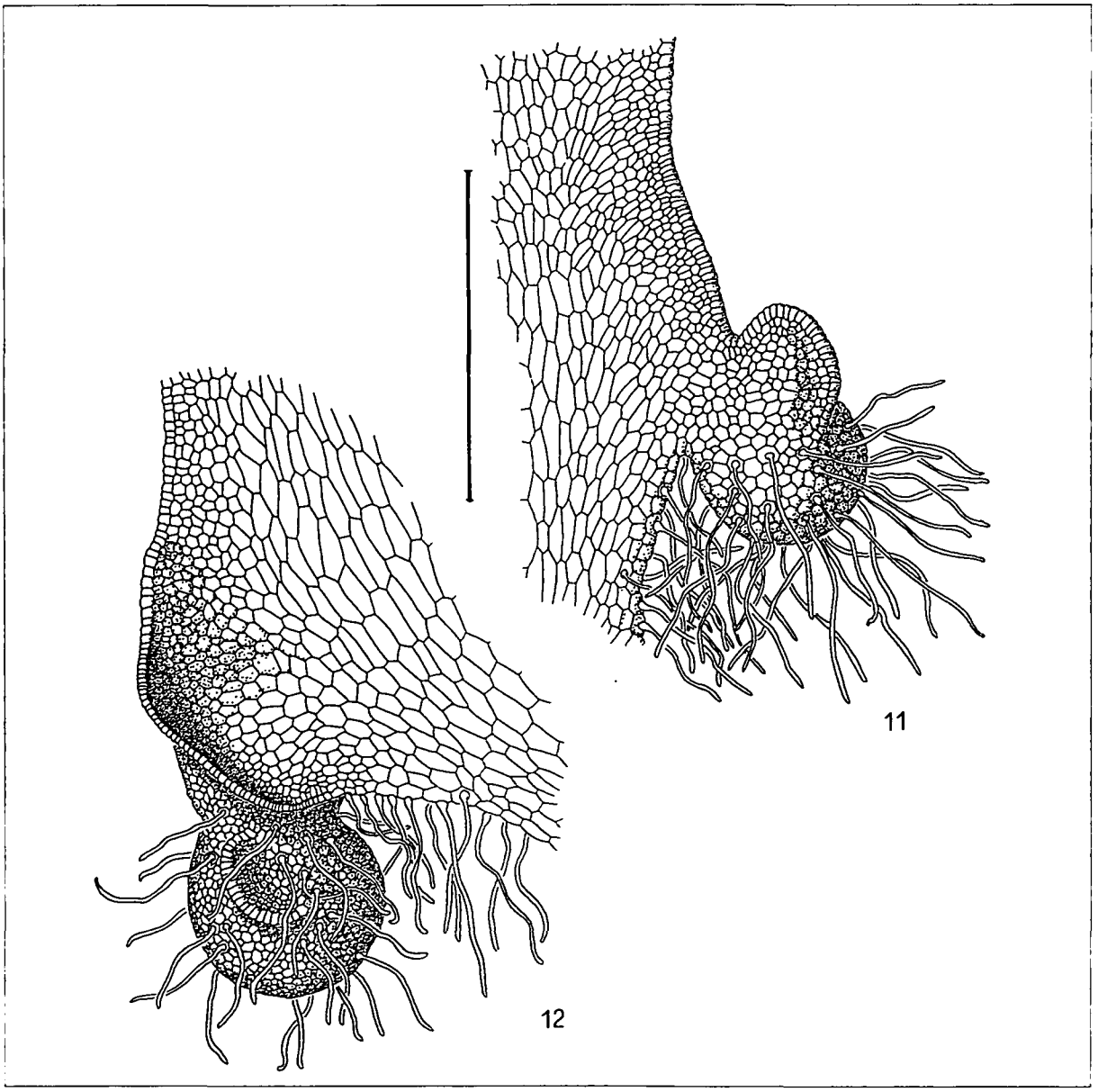

Abb. 11-12: *A. chaerophylla:* Randständiges Knöllchen, bei dem sich das Blastozon auf das Knöllchen fortsetzt, und submarginales, ausgesacktes Knöllchen der Pflanze aus Abb. 7, das ein eigenes Blastozon angelegt hat. Meßbalken 1 mm.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

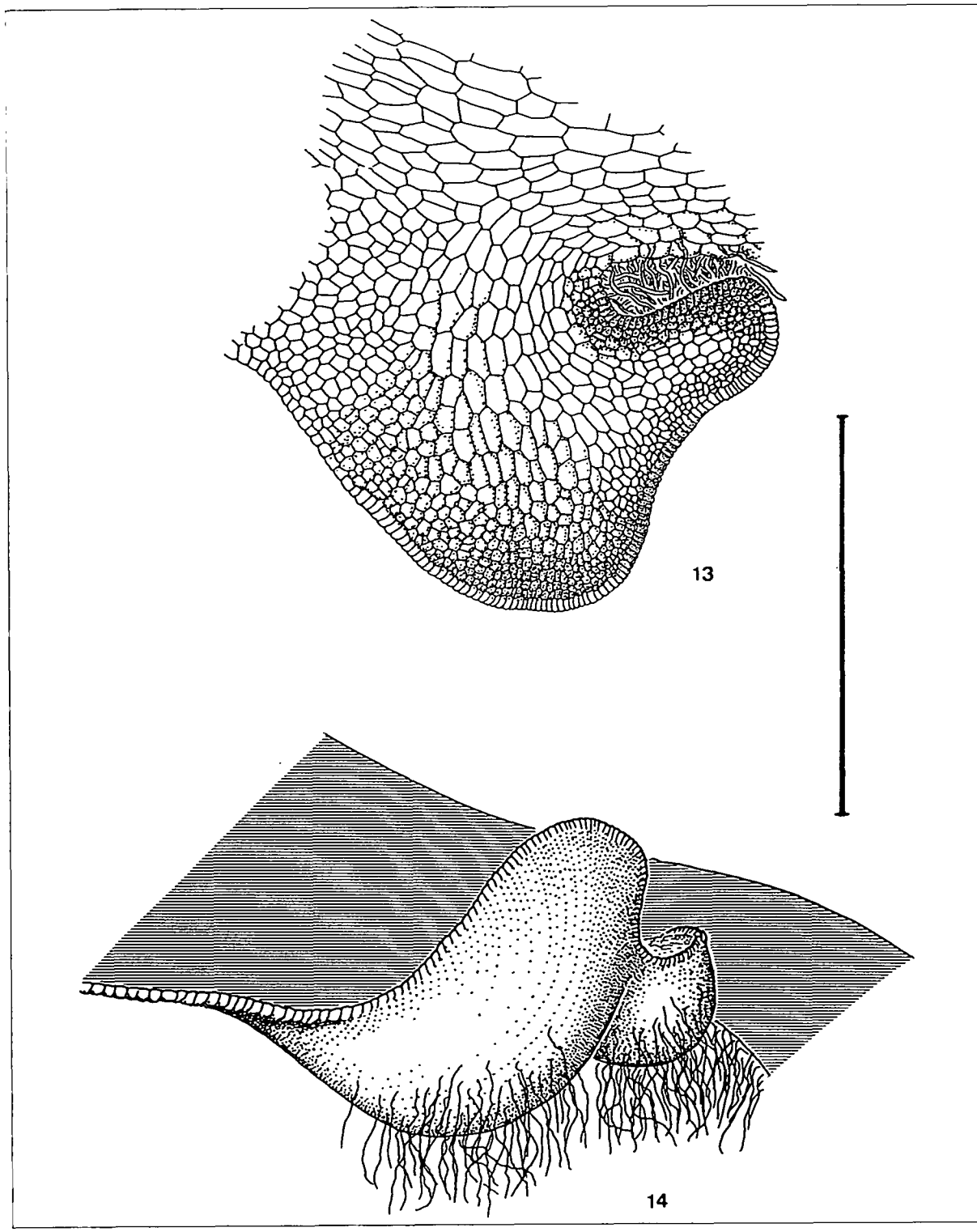

Abb. 13-14: Doppelknöllchen von *A. chaerophylla* ähnlich dem von Abb. 8 unten rechts. Der eingesenkte Boden des breiten Lappens ist nur schwach verdickt, das schmale Knöllchen hingegen stark. Diese Knöllchen bilden reichlich Archegonien. 13 in Aufsicht, 14 von unten, Pro-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

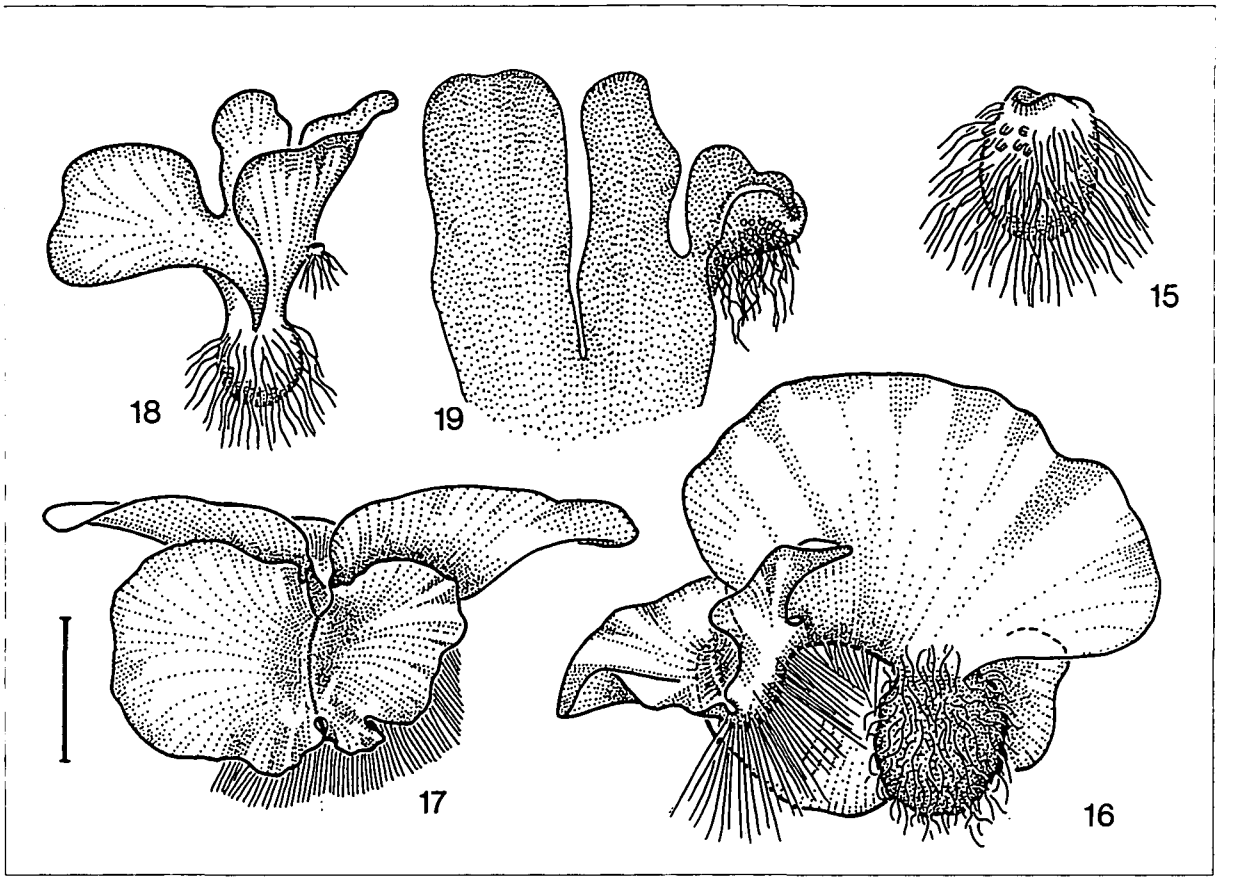

Abb. 15-19: *A. leptophylla:* 15 Ruhendes Knöllchen mit überdauerndem Mutterblastozon und darunter eingetrockneten Archegonienhälsen. 16-17 Wiederausgetriebenes zweiflügeliges Prothallium von der Seite und von vorne. Das alte Knöllchen schrumpft, das neue ist als submarginal anschwellende Mittelrippe sichtbar. 18 Knöllchen mit schief verzweigtem Prothalliumflügel und Gemme. 19 Gelappter Prothalliumflügel. Der linke Lappen verzweigt sich gerade erneut, der rechte hingegen hat ein zweiflügeliges Knöllchen angelegt. Meßbalken 1mm.

von i.d.R. mehr als 1 mm Durchmesser und trägt reichlich Archegonien an der ausgewölbten unteren Vorderseite. Es sind dies die von GOEBEL (1877, 1889) zunächst so bezeichneten "Fruchtsprößchen", die er später mit BOWER (1923: 276) als "Archegoniophore" beschrieben hatte. Da sie vom nicht flügelartig auswachsenden Blastozon umgeben sind, können diese Knöllchen, sofern sie keinen Embryo beherbergen, nach einer Trockenzeit wieder zu einem kräftigen Prothallium auswachsen. Dabei sind verschiedene Formen möglich: die oft beschriebene Trichter- bzw. Schrauben- form des Flügels, gleichzeitig mehrere Flügel und vielleicht auch als zweiflügeliges Prothallium, wie es im folgenden für *A. leptophylla* dargestellt wird. Diese Frage muß vorläufig offen bleiben, weil ich die Pflanzen nur in der ersten Vegetationsperiode beobachten konnte.

Knöllchenbildung bei *Anogramma leptophylla:*

Bei dieser Pflanze entwickeln sich aus Sporen ähnliche Thallusformen, wie bei *A. chaerophylla*. Die Anfangsstadien sind schon zusammen mit *A. chaerophylla* dargestellt worden (Abb. 1-5). Flügelfraktionierung ist oft zu beobachten und führt mitunter auch zu scheinbar herzförmigen Prothallien, die aber nicht mit der normalen Herzform der Farnprothallien verwechselt werden dürfen (MEHRA & SANDHU 1976). GOEBEL (1877) hat sol-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

che Formen als verzweigte Prothalliumflächen erkannt, deren schwache Blastozone nach dem Muster von Vittaria-Prothallien fraktioniert werden (HAGEMANN 1997). Die schraubig asymmetrische Prothalliumform entwickelt sich auf gleiche Weise, wie bei *A. chaerophylla* und die Knöllchen sind ebenfalls ähnlich. Bei *A. leptophylla* konnte ich jedoch den Wiederaustrieb der starken Knöllchen nach einer künstlichen Trockenzeit eingehend beobachten. Dabei war überraschenderweise die normale zweiflügelige Form der Farnprothallien zu sehen, die in der Literatur bisher nicht beschrieben worden ist. Sie soll deshalb hier eingehender behandelt werden.

Ein ruhendes Knöllchen ist in Abb. 15 dargestellt. Kräftige Knöllchen dieser Art erreichen ein bis maximal zwei mm Durchmesser. Unterhalb des Blastozons ist eine Gruppe von eingetrockneten Archegonienhälsen zu erkennen. Sofern nicht während der Ruheperiode ein Embryo darin eingeschlossen war, wächst das Blastozon unter Anlegung zweier Flügel und einer kräftigen Mittelrippe aus, wie es die Abb. 16 und 17 zeigen. Das junge Prothallium krümmt sich alsbald abwärts und beginnt sich unterhalb des Blastozons stark sackartig zu verdicken, wobei ein abermals in den Boden eindringendes Knöllchen angelegt wird. Die Archegonien werden direkt in der Verdickungszone unterhalb des Blastozons auf der Mittelrippe gebildet, d.h. genau in der Position, wo sie auch beim normalen Farnprothallium angelegt werden (Abb. 20 - 22). Das Archegonienpolster fällt durch seine kambiumartige Struktur auf. Man könnte diese Region als ein "Rezeptakulum eines Archegonien-Sorus" bezeichnen. Die Mittelrippe dient schon im Normalfall als Reservestoffspeicher. Das Knöllchen verdankt seine Entstehung somit nur einer besonders starken Verdickung jener ohnehin in die Dicke wachsenden Mittelrippenregion. Der Bau der Knöllchen in einem Längsschnitt wird in Abb. 23 verdeutlicht. Darin ist zu sehen, daß die Archegonien unterhalb des angeschnittenen Blastozons in einem etwas vorspringendem Gewebepolster entstehen, während der eigentliche Nährstoffspeicher sich sackartig darbietet und gleichmäßig mit isodiametrischem Speicherparenchym angefüllt ist. Die Oberfläche ist kleinzelliger und mit Rhizoiden besetzt. Ober-

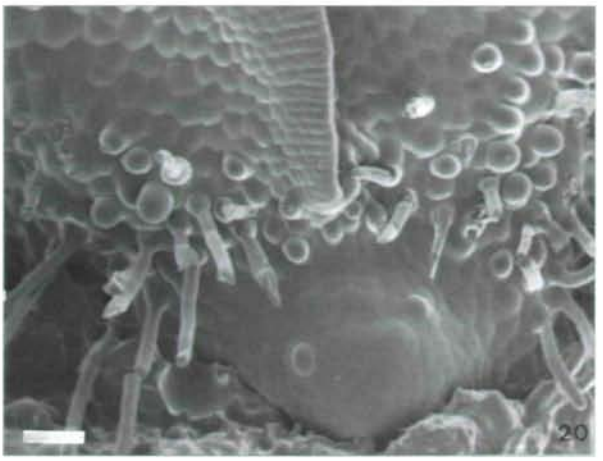

Abb. 20: REM-Photo vom Blastozon und jungen Knöllchen von *A. leptophylla*. Das Blastozon ist U-förmig und bildet zwei Flügel, von denen der linke den rechten verdeckt. Am Knöllchen sind zwei Archegoniuminitialen, an den Flügeln Antheridien und an der Flügelbasis vor allem Rhizoide zu sehen. Meßbalken 100 µm.

halb des Blastozons geht der Schnitt in die normale Mittelrippe über, die unterseits ebenfalls einen dichten Rhizoidenfilz trägt. Bemerkenswert ist, daß das innere der Unterseite genäherte Gewebe prosenchymatische Form hat und diese auf das Knöllchen gerichtet ist (Stofftransport in das Knöllchen?). Diese Gewebeform kennzeichnet auch die Flügelansätze, was mit anderen kräftigen Farnprothallien übereinstimmt, z.B. *Stenochlaena tenuifolia* (HAGEMANN 1997). Während der Entwicklung des Knöllchens sind außer dem "Rezeptakulum" keinerlei besondere Meristeme oder gar ein Wachstumszentrum im Knöllchen zu beobachten. Das durch lokales Dickenwachstum entstehende Knöllchen verdickt sich völlig gleichmäßig. Nichts erinnert dabei an die Entwicklung einer Wurzel.

Die geschilderte Entwicklung und der Bau der Knöllchen bei *A. leptophylla* gibt die enge Beziehung zwischen den herzförmigen Farnprothallien und der Knöllchenbildung zu erkennen. Neben diesen Formen kommen bei *A. leptophylla* jedoch auch die gleichen Knöllchenformen vor, die schon bei *A. chaerophylla* beschrieben worden sind.

Prothallien von *A. leptophylla* mit stark verzweigten Flügellappen, die schmal-bandförmig das Aussehen von *Vittaria*-Prothallien haben, hat schon GOEBEL (1877) beschrieben. In Kultur entsteht diese Form auf mineral-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

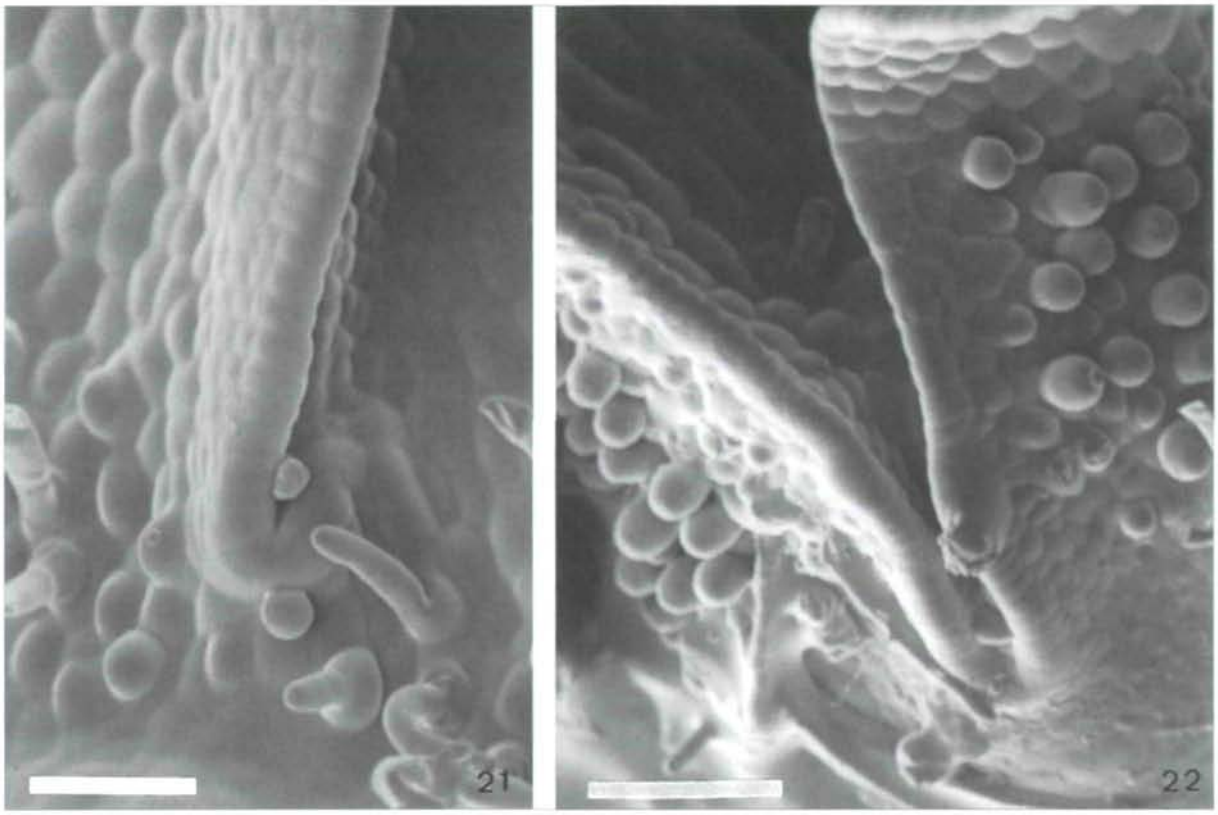

Abb. 21-22: REM-Photos von *A. leptophylla*. U-förmige Blastozone zweier Pflanzen (21 Detail aus Abb. 20). Die Anschwellung in Abb. 22 am rechten Rand ist ein Artefakt. An der Flügelunterseite stehen Antheridien und unterhalb des Blastozons ist ein Archegonienhals zu erkennen. Meßbalken 100 µm.

armem Torf, wo sie nach längerer Zeit rosettig aussehende Büschel bilden. Wenngleich die Blastozone an den wachsenden Prothalliumzweigen regelmäßig schief sind, verläuft ihre Fraktionierung nach dem bei *Vittaria* beobachteten Muster (Abb. 4). Dies gilt auch für den Fall der scheinbar herzförmigen *Anogramma*-Prothallien, bei dem eine nahezu isotome Fraktionierung beobachtet worden ist (GOEBEL 1877, MEHRA & SANDHU 1976). Diese Wuchsform ist als "Hungerform" aufzufassen, die offenbar eine normale Blastozonerstarkung nicht zuläßt. Infolge der dadurch bedingten Reduktion nähert sich das Blastozon der Form der *Vittaria*-Blastozone und wird dieser Form gemäß auch fraktioniert (HAGEMANN 1997). Die büschelförmigen Prothallien entwickeln keine oder nur sehr kleine Knöllchen, in deren Umgebung wie auch an ihrer Oberfläche Antheridien gebildet werden. Etwas größere Knöllchen können auch Archegonien anlegen, wobei dann allerdings die Antheridien auf das umgebende Flügelgewebe beschränkt bleiben, wie es auch bei den großen Knöllchen der Fall ist. Die oft sehr kleinen Knöllchen entstehen aus wenigen oder sogar einer einzigen Zelle. Sie stimmen insofern völlig mit den kleinen Knöllchen von *A. chaerophylla* überein. Außerdem können aber auch zahlreiche Knöllchen aus Einzelzellen der alternden Thalluszweige auch mitten auf der Fläche angelegt werden (Abb. 18). Auch diese hat GOEBEL (1877, 1930:1102) bereits beschrieben und als Gemmen eingestuft. Sie ermöglichen reichliche vegetative Vermehrung der Gametophyten und haben somit die gleiche Funktion, welche die randständigen aus einer kurzen Zellreihe bestehenden Brutkörper von *Vittaria* auch besitzen. Für die *Anogramme*-Gemmen bedeutet das wiederum, daß sie ein Blastozon bilden müssen, welches das Wachstum aufnimmt und zu einem neuen Prothallium erstarkt.

Bei der Beobachtung älterer und infolge von Zudüngung

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

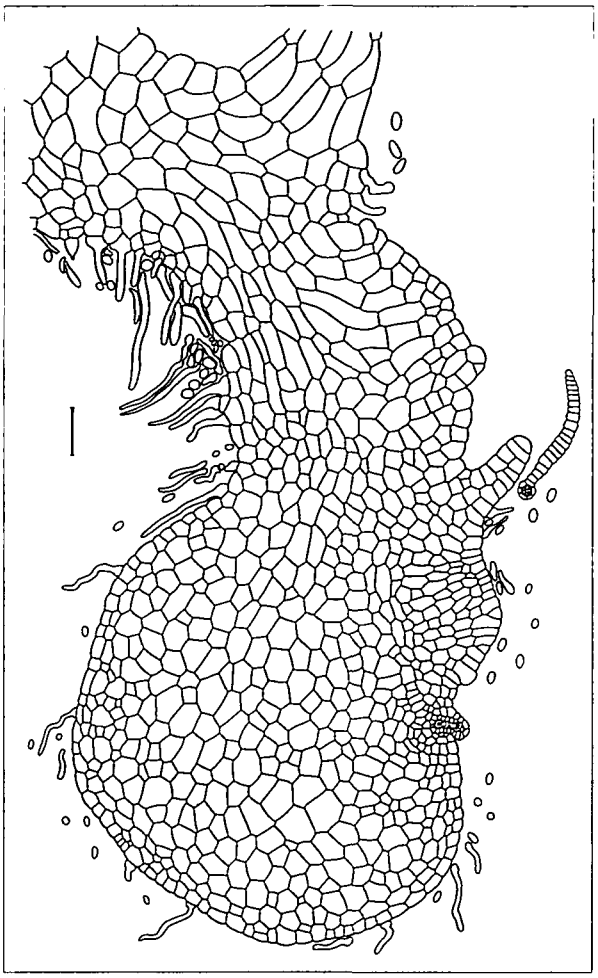

Abb. 23: Annähernd medianer Längsschnitt durch ein Prothallium von *A. leptophylla*. Im oberen Teil ist von links nach rechts die mit Rhizoiden versehene Unterseite, der "prosenchymatische Strang", die Oberseite der Mittelrippe mit einer Flügelbasis angeschnitten, in deren vorderem Winkel weitere Rhizoiden getroffen sind. Etwa in der Mitte rechts ist das Blastozon sichtbar. Abwärts im Bereich des Knöllchens ist rechts der "Archegonien-Sorus" mit dem kambial aussehenden Rezeptakulum, einem reifen Archegonium und darüber einer Archegonieninitiale zu sehen. Der Rest des Knöllchens ist mit isodiametrischem Speichergewebe ausgefüllt. Meßbalken 100 µm.

üppiger entwickelter verzweigter Prothalliumflächen, konnte ich allerdings nur selten in Verbindung mit Knöllchenbildungen auch den Übergang zur Zweiflügeligkeit finden (Abb. 19). Offenbar sind bei einem knöllchenbildenden Zweig nach Art der bei *A. chaerophylla* beschriebenen Knöllchendifferenzierung mit umlaufendem Blastozon beide Flanken zu Flügeln ausgewachsen, während die Rippe sich abwärts zum Knöllchen verdickt. So kann auch an einem primären Prothallium die zweiflügelige Normalform ausnahmsweise ausgebildet werden. Damit ist das Formenspektrum solcher Bildungen bei *A. leptophylla* eher größer als bei *A. chaerophylla*.

Diskussion

Der Repens-Typus als Bezugspunkt für das Verständnis der *Anogramma*-Prothallien:

Die eigenartigen knöllchenbidenden Prothallien von *Anogramma leptophylla* und *A. chaerophylla* entwickeln sich schnell und können mannigfaltige Formen in der Kultur annehmen, was sie als Versuchsobjekte für entwicklungsphysiologische und ökologische Fragen prädestiniert (BAROUTSIS 1976). Ihre Formen sind schon von GOEBEL(1877, 1889) bis auf die zweiflügeligen Prothallien von *A. leptophylla* beschrieben worden. Dennoch ist das Formverständnis auch in neueren Untersuchungen kaum erschlossen. Ein organismischer Vergleich dieser Pflanzen mit den Gametophyten anderer Farne sowie auch mit der Organisation formverwandter *Hepaticae* wird erst durch die Beobachtung der bisher übersehenen zweiflügeligen Prothallien von *A. leptophylla* möglich. Dabei ist noch offen, ob solche Formen auch von den Knöllchen von *A. chaerophylla* gebildet werden können. Der in der Einleitung bereits genannte "Repens-Typus" als wichtiger Organisationstyp möglicher ursprünglicher Landpflanzen erscheint bei den Gametophyten der Lebermoose und Farne als zweiflügeliger Thallus mit verdickter Mittelrippe zwischen dem offenen Wachstum und dem Absterbepol. *A. leptophylla* zeigt nun, daß ihr Knöllchen in vollkommener Übereinstimmung mit Lebermoosen, wie z.B. *Riccia gougetiana, Corsinia coriandra, Sewardiella tuberifera* oder *Fossombronia tuberifera* durch verstärktes, abwärts gerichtetes Dickenwachstum der Mittelrippe unmittelbar unterhalb des Blastozons ausgesackt wird. Die ventrale Aussackung wächst in den Boden hinab und produziert Rhizoide und Archegonien entsprechend dem Typus der Farngametophyten. Dank der Archegonien kann das

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Knöllchen zu einem "Marsupium" werden, wie auch von vielen Lebermoosen bekannt, insbesondere einigen *Jungermanniales* (SCHUSTER 1982: 868 ff.). Indessen werden bei Lebermoosen die Gametangien entweder an der Thallusoberseite oder bei den *Jungermanniales* auch terminal unter Verbrauch des Blastozons angelegt. Die Bildung der Marsupien erfolgt deshalb aber nicht anders als bei Anogramme, nämlich genauso an der Thallusunterseite. Das trichterförmige Einsinken des Knöllchens von der Oberseite aus gesehen kann auch bei *A. chaerophylla* beobachtet werden (Abb. 7, 12). Würden Archegonien an der Thallusoberseite gebildet, so würden sie durch das Knöllchen in einem geschützten Raum mit in den Boden herabgenommen werden können. Dies ist z.B. bei den weiblichen Sexualtrieben von *Metzgeria* der Fall. Derselbe Mechanismus funktioniert auch noch, wenn das Blastozon selbst schließlich durch die Archegonienbildung aufgebraucht wird, wie es GOEBEL (1930: 865 ff.) am Beispiel der Jungermanniacee *Tylimanthus saccatus* dargelegt hat (vgl. auch HAGEMANN 1992). Typologisch auf die Normalform eines solchen Thallus bezogen, erweist sich somit das Knöllchen von *A. leptophylla* als eine durch extremes, submarginales und ventrales Dickenwachstum erzeugte Struktur, welche der Aufnahme von Reservestoffen dient. Diese werden entweder einem im Knöllchen beherbergten Embryo zu dessen Weiterentwicklung zur Verfügung gestellt oder, wenn das nicht der Fall ist, dank des am Knöllchen erhalten gebliebenen Blastozons zur Bildung eines neuen grünen Thallusabschnittes benutzt.

Soweit sind die Unterschiede zur Normalform des Farnprothalliums lediglich quantitativer Natur. Die Beziehung zum thallösen Repens-Typus bei *Anogramma*-Prothallien klärt somit die Formverwandtschaft auf, die zwischen entsprechenden Farn- und Moosgametophyten besteht. Daß sie bei *A. leptophylla* übersehen wurde, ist vermutlich eine Folge aus der Tatsache, daß die ausschließlich asymmetrischen Prothallien aus Sporenkulturen als Beobachtungsobjekte dienten. Die Prothallienasymmetrie wurde deshalb als eine Farnprothallienform unter anderen beschrieben, ohne den Zusammenhang mit der Normalform zu konstatieren.

Ein- und zweiflügelige Farnprothallien:

Die Prothallien von *Anogramma* sind oft in Zusammenhang mit den Prothallien von *Vittaria* gebracht worden, weil gewisse Übereinstimmungen mit der Sporenkeimung beider Gattungen bestehen und die Prothallien in beiden Fällen wenigstens zeitweise als einzellschichtige, mehr oder weniger breite Bänder beobachtet wurden, die sich reichlich verzweigen können (GOEBEL 1930: 1092 ff.., NAYAR & KAUR 1971). Tatsächlich gibt es gewisse Übereinstimmungen bei der Entwicklung des Vegetationskörpers von *Vittaria* und *Anogramma*. Insbesondere stimmen einige Jugendformen überein, die bei Anogramma bei ausbleibender Erstarkung als Hungerformen zu beobachten sind, nämlich die scheinbar herzförmigen Prothallien, die auf frühzeitiger Blastozonfraktionierung beruht (s.o.). GOEBEL hat sie als verzweigte Prothallien erkannt und denselben Vorgang bei *Vittaria* beschrieben. Bei mangelhafter mineralischer Ernährung setzt sich diese Verzweigungsart bei *Anogramma* fort und erzeugt jene Büschelform, die *Vittaria* als normale Prothallienform darbietet. Dennoch ist die normale Entwicklung bei *Anogramma* eine andere, nämlich die einflügelige mit schiefem Prothallium und einer seitlichen Rippe (Abb. 7). Diese kann man bei *Vittaria* bei der vegetativen Entwicklung nicht beobachten. Wenn sie dagegen ihre randständigen Archegoniophore anlegt, erhalten auch *Vittaria*-Gametophyten eine gewisse und dennoch andersartige Asymmetrie als die von *Anogramma*. Die Archegoniophore von *Vittaria* sind einseitig unterhalb des Blastozons entstehende polsterförmige Randverdickungen. Die aus Sporen keimenden Prothallien von *Anogramma* sind hingegen schon früh asymmetrisch und bilden möglicherweise in der Flanke mit geringerem Lichtgenuß eine schwach verdickte Leiste, die zahlreiche Rhizoiden ausbildet. Diese kann man als eine seitliche Rippe auffassen, welche am herabgezogenen Ende des Blastozons ausgebildet wird. Dadurch entsteht die einflügelige aufgewundene Prothallienform, welche mit dem Bau von *Riella helicophylla* bei den Lebermoosen eine auffällige Konvergenz besitzt. Wenn nun die "Halbrippe" am Übergang zum Blastozon zur Knöllchenbildung - etwa nach dem Muster von Abb. 13

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und 14 übergeht, entsteht ein von der Rippe differenziertes Knöllchen, das zur Rippe im gleichen Verhältnis steht, wie das Knöllchen an einer zweiflügeligen Rippe auch. Die Knöllchen von Anogramma sind von der Rippe differenzierte Überdauerungsorgane mit vegetativer und reproduktiver Funktion, also mehr als nur Archegoniophore. Da nach BAROUTSIS (1976) bei *Anogramma* auch die Rippen Archegonien ausbilden können, ist dies keine spezielle Funktion der Knöllchen, die universellere Organe sind. Vergleicht man dieses Verhalten mit *Vittaria,* dann wird deutlich, daß der Gametophyt von *Vittaria* stärker reduziert ist. Auch GOEBEL (1930: 1093 ff.) hatte bereits die Gestaltungsverhältnisse bei *Vittaria* infolge ihres Epiphytismus als Reduktionsform aufgefaßt. Eine Rippe mit vegetativer Funktion fehlt ihr: die seitlichen Anschwellungen haben allein die Funktion von Archegoniophoren, dienen aber nicht der Überdauerung vegetationsfeindlicher Klimaperioden. Die Evolution der *Anogramma*-Prothallien hat dagegen primär weder mit Epiphytismus, noch mit Reduktion etwas zu tun. Erst im Fall der Hungerformen resultieren jene *Vittaria* vergleichbaren Reduktionsformen. Die Option zur Förderung des Dickenwachstums an der Unterseite im vorderen Mittelrippenbereich im Zusammenhang mit der Einsenkung in den Boden hat mit Hungerformen nichts zu tun. Sie ist vielmehr durch die Konstruktion des Repens-Typus gegeben und wird sowohl bei Lebermoosen als auch den Farnprothallien realisiert, die damit die Fähigkeit erlangen, mit den so entstehenden Knöllchen Trockenzeiten im Ruhezustand überstehen zu können. Dies gilt sowohl, wenn sie als Vegetationskörper überdauern als auch, wenn sie als Marsupien funktionieren, welches letzte jedoch keineswegs ihre primäre Funktion sein muß. Die Differenzierung der Knöllchen ist kein Reduktionsprozeß, sondern steigert im Gegenteil die Komplexität des Organismus.

Die Asymmetrie mit seitlicher Rippenbildung steht möglicherweise damit in Zusammenhang, daß bei vielen Farnen die Anlegung der beiden Flügel in Abhängigkeit von der Erstarkung zeitlich getrennt wird (GOEBEL 1930: 1097 ff., STOKEY 1951). Dies ist z.B. bei *Dryopteris* deutlich, wenngleich die Verzögerung des zweiten Flügels nur gering ist (HAGEMANN 1997, "Aspidium-Typ": NAYAR & KAUR 1971). Stärker ist diese Entwicklung bei *Ceratopteris* oder *Pteris* zu sehen („*Ceratopteris*-Typ": NAYAR & KAUR 1971). Das Beispiel von *Pteris longifolia* hat wiederum GOEBEL (1930: 1097 ff.) dargestellt und schon 1877 im Zusammenhang mit *A. leptophylla* die schiefe Entwicklung des Prothalliums von *Osmunda regalis.* I.d.R. wächst der zweite Flügel mehr oder weniger verspätet gegenüber dem ersten aus, so daß die Symmetrie wiederhergestellt wird. Bei *A. leptophylla* bleibt die Asymmetrie normalerweise in der ersten Vegetationsperiode erhalten, wohingegen in der zweiten die Symmetrie wiederhergestellt wird. Das zeigt, daß auch der asymmetrische Wuchs der *Anogramma*-Gametophyten nichts weiter ist, als ein ausgedehntes Frühstadium, das gleichwohl zur Archegonienbildung an der seitlichen Rippe schreiten kann (BAROUTSIS 1976).

Sind *Anogramma*-Knöllchen Archegoniophore?

Archegoniophore finden sich bei *Hymenophyllaceae, Vittariaceae, Grammitidaceae* u.a. Epiphyten als Randverdickungen oder kissenartige Polster, welche Archegonien ausbilden. GOEBEL (1930: 1093 ff.) faßt die Prothallien dieser Farne als Reduktionsformen infolge ihres Epiphytismus auf. Wenn das richtig ist, dann ist anders als bei *Vittaria* der Ausdruck Archegoniophor im Sinne von BOWER (1923: 276) und GOEBEL (1930: 1101) für das Knöllchen von Anogramma mißverständlich. Diese Bezeichnung hat in der neueren Literatur zu der Auffassung geführt, daß die Knöllchenbildung in direktem Zusammenhang mit der Archegonienbildung stünde. Der experimentelle Befund von BAROUTSIS (1976), daß die Knöllchenbildung durch ein befruchtetes Archegonium bei erhöhten Temperaturen gefördert wird, hat TYRON & TYRON(1982: 228) zu dem mißverständlichen Satz veranlaßt: "Experimental studies on the effect of temperature on tubercle formation in *A. chaerophylla* showed that an increase in temperature after fertilization promotes formation of a tubercle in association with an em-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bryo". Dies würde bedeuten, daß die Knöllchenbildung überhaupt erst durch ein Archegonium induziert würde. Schon GOEBEL (1877, 1889) hatte gesehen, daß die Knöllchenbildung mannigfaltig erfolgt, daß sie der Archegonienbildung i.d.R. vorausgeht, nicht alle Knöllchen Archegonien bilden und kleine Knöllchen an der alternden Thallusfläche gebildet, auch als Gemmen der vegetativen Vermehrung der Prothallien dienen. BAROUTSIS (1976) Befund hingegen war, daß bei vorhandenen archgonientragenden Knöllchen die Befruchtung und Embryoentwicklung bei erhöhter Temperatur auch das Knöllchenwachstum fördert. Dies ist im Hinblick auf die bevorstehende Trockenzeit natürlich zweckmäßig. Dasselbe kann man im Archegoniensorus von *Pellea epiphylla* nach der Befruchtung eines Archegoniums beobachten.

Die Funktionen der Knöllchen gehen somit weit über die Aufgabe von Archegoniophoren hinaus. Dies haben sie mit den Lebermoosen gemeinsam, bei denen auch Knöllchen und Marsupien den gleichen Ursprung haben. Es ist deshalb kein Wunder, daß die übereinstimmenden Konstruktionen mit den gleichen Optionen für die Weiterentwicklung zu zahlreichen Konvergenzen in beiden Abteilungen geführt haben, deren erstaunlichste bei den Marsupien liegen, in denen befruchtete Archegonien vegetationsfeindliche Klimaperioden überdauern.

Anogramma: quasi ein Bryophyt?

Wenn vegetative Knöllchen vegetationsfeindliche Klimaperioden überdauern können, ergeben sich gewisse Übereinstimmungen der Fortpflanzungszyklen zwischen *Anogramma* und Moosen, von denen PROSKAUER (1963) sagt, daß sich *Anogramma* mit ausdauernden Gametophyten und annuellen Sporophyten wie ein Bryophyt verhalte. Dies ist indessen nur ein sehr einseitiger Vergleich. Zwar können die *Anogramma*-Gametophyten dank ihrer Mehrjährigkeit in den Fällen, daß sie keinen Sporophyten hervorgebracht haben und in der Lage sind, die Trockenzeit zu überdauern, tatsächlich erheblich länger leben als die annuellen Sporophyten. Es darf aber die Tatsache nicht übersehen werden, daß ein Gametophyt nur einen Sporophyten erzeugen kann, weil dieser ihn tödlich ausbeutet. Bei den Bryophyten hingegen entwickelt der Sporophyt keinen eigenen Vegetationskörper. Alle Einrichtungen des sogen. Sporogons, das nur ein einziges Sporangium umfaßt, dienen der Ausbreitung der Sporen. Der Gametophyt überlebt das Sporogon und erzeugt alljährlich neue Sporogone. Bei den Farnen bildet hingegen - und das gilt auch für *Anogramma* - der Sporophyt an seinen Blättern eine große Menge von Sporangien aus. Dies geschieht i.d.R. bei offener Konstruktion unbegrenzt. Die Einjährigkeit des *Anogramma*-Sporophyten ist zwar möglicherweise einzigartig bei Farnen, doch erzwungen durch die Trockenzeit, welche dem Sporophyten ein Ende setzt. In dauerfeuchter Kultur kann er für lange Zeit, möglicherweise unbegrenzt am Leben erhalten werden. Das ist nicht anders als bei den meisten annuellen Angiospermen, deren Kurzlebigkeit durch die harten Bedingungen von längeren Trockenzeiten oder Kälteperioden bedingt sind, an die sie ihre Existenz angepaßt haben. Autotrophie und offene Entwicklung, sowie vegetative Vermehrung durch Thallusverzweigung und Brutkörperbildung kennzeichnen die Gametophyten von Moosen und Farnen (HAGEMANN 1992, 1997). Für das Überleben des Gametophyten hat es bei den Samenpflanzen mit der Aufgabe seiner Selbständigkeit keine Option mehr gegeben.

Was haben die *Anogramma*-Knöllchen mit der Wurzelforschung zu tun?

Abschließend komme ich noch einmal auf die Frage zurück, warum der Gametophyt von *Anogramma* nicht nur eine kuriose Ausnahme bei den Farnen ist, sondern größeres Interesse für das Verständnis pflanzlicher Konstruktion überhaupt beanspruchen kann. Den konvergenten Strukturen zwischen den Gametophyten der Farne und Lebermoose kommt dabei eminentes Interesse zu. Der Vergleich verdeutlicht den lenkenden Einfluß des Organismus auf die Evolution dank seiner Konstruktion, d.h. die Rolle des Organismus als Subjekt im Evolutionsgeschehen (WEINGARTEN 1993, HAGEMANN

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1997). Der Vergleich der arrhizophytischen Vorratsknöllchen und Marsupien deckt geradezu die darin enthaltene Option auf, sie in das Wurzelorgan der Rhizophyten zu verwandeln. Die Knöllchen sind Organe, welche die Assimilate des grünen Thallus aufnehmen und sie in den Boden eingesenkt über die Trockenzeit bewahren. Die Knöllchen entstammen der Prothallienunterseite, wo sie durch lokal intensiviertes Dickenwachstum angelegt werden. Sie sind mit Rhizoiden besetzt. Sie besitzen ein Blastozon, das nach dem Eintrocknen die grüne Thallusfläche erneuern kann. Das in den Boden eingesenkte Knöllchen nimmt, sobald Wasser im Boden wieder zur Verfügung steht, dieses über die Rhizoide auf, womit das Blastozon aktiviert wird. Stoffspeicherung und Wasseraufnahme sind typische Wurzelfunktionen, ebenso die Einsenkung in den Boden. Von einem Wurzelmeristem, das die Wurzel nahezu beliebig verlängern kann, ist allerdings bei *Anogramma*-Knöllchen keine Spur zu finden. Wenn indessen, wie bei Marsupien einiger Lebermoose, Eindringtiefen von 5-8 cm im austrocknenden Boden beobachtet werden können, dann muß das Wachstum auf ein subterminales Zentrum konzentriert werden, das einem Wurzelmeristem sehr ähnlich wird. GOEBEL (1930: 867 ff.) hat auf diese Tatsache am Beispiel von *Lethocolea drummondii* und *Gongylanthus ericetorum* hingewiesen. Würde dieses Wachstum anhalten, so muß schon aus mechanischen Gründen die Oberfläche des Organs gesprengt werden, so daß inneres Gewebe anstelle der kutinisierten Epidermis an die Oberfläche gelangt und den direkten Kontakt mit dem Boden herstellen kann. Wurzelhaare sind letztlich Rhizoide an einer nicht kutinisierten, sekundär an die Wurzeloberfläche gelangten Gewebeschicht, die gerade deshalb für die Wasseraufnahme prädestiniert ist (HAGEMANN 1992).

Deshalb lohnt es sich, solche Organe - auch die oft tief eingesenkten nicht als Marsupien dienenden Knöllchen der Lebermoose - auf ihre Entwicklung hin sorgfältig zu untersuchen und sie mit den ebenfalls knöllchenförmigen ersten Wurzeln von Pteridophyten unter organismischen Aspekten einem eingehenden Vergleich zu unterziehen. Mit diesem Hinweis schließt sich der Interessenkreis zur Wurzelmorphologie, weil ich glaube, daß der Entstehung der Wurzel ein sehr eigener Evolutionsprozeß zugrundeliegt, der sich nur durch einen organismisch orientierten Konstruktionsvergleich erschließen läßt. Frau KUTSCHERA hat mit ihrer umfassenden Kenntnis der Wurzelsysteme auch dafür den Blick geschärft.

Zusammenfassung

Die Prothallien- und Knöllchenentwicklung von *Anogramma chaerophylla* und *A. leptophylla* wird untersucht. Im Unterschied zu früheren Arbeiten, in denen nur asymmetrische Gametophyten beobachtet worden sind, werden auch zweiflügelige Prothallien bei *A. lepidophylla* beobachtet. Die Knöllchen von *Anogramma* dienen der Überdauerung der Trockenzeit durch den Gametophyten, seiner vegetativen Vermehrung und als Marsupium im Fall eines darin enthaltenen Embryos, das diesem die Entwicklung eines annuellen Sporophyten ermöglicht. Die Gestaltungsverhältnisse werden ausführlich im Kontext eines organismischen Vergleichs entsprechend konstruierter Gametophyten bei Lebermoosen und Farnen diskutiert und die Bedeutung der Knöllchen für die Wurzelforschung hervorgehoben.

Literatur

BAROUTSIS J.G. (1976): Cytology, Morphology, and Developmental Biology of the Fern Genus *Anogramma*. — Ph.D. Thesis, Indiana University, Bloomington, Indiana.

BOWER F.O. (1923): The Ferns. — Vol. I, Cambridge University Press, Cambridge.

BRAUN A. (1849/50): Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. — Poppen, Freiburg.

GOEBEL K. (1877): Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* DESV. — Bot. Zeit. **35**: 671-678, 681-684, 697-711.

GOEBEL K. (1889): Über die Jugendzustände der Pflanzen. — Flora **72**: 1-45.

GOEBEL K.v. (1930): Organographie der Pflanzen. — 2. Teil, 3. Aufl., G. Fischer, Jena.

HAGEMANN W. (1992): What is a Root? — In: KUTSCHERA L.,

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

HÜBL E., LICHTENEGGER E., PERSSON H., SOBOTIK M. (eds.): Root Ecology and its Practical Application, 3. ISRR Symposium Wien. Univ. Bodenkultur 1991, pp. 1- 8. Verein für Wurzelforschung, Klagenfurt.

HAGEMANN W. (1997): Towards an Organismic Concept of Land Plants. I. The Marginal Blastozone and the Development of the Vegetation Body of Selected Frondose Gametophytes of Liverworts and Ferns. — Plant. Syst. Evol., in Press.

MEHRA P.N. & R.S. SANDHU (1976): Morphology of the fern *Anogramma leptophylla*. — Phytomorphology **26**: 60-76.

NAYAR B.K. & S.KAUR (1971): Gametophytes of homosporous ferns. — Bot. Rev. **37**: 295-396.

PROSKAUER J. (1963): *Riccia tuberosa* = *Anogramma tuberosa* (L.) LINK, or on the importance of being bryophytic. — MAHESWARI Commemoration Vol., J. Indian Bot. Soc. **42**, A: 185-188.

SCHUSTER R.M. (1984): New Manual of Bryology. — Vol. 2. The Hattori Botanical Laboratory Nichinan, Miyazaki, Japan.

SIEGERT A. (1974): Die Verzweigung der Selaginellen unter Berücksichtigung der Keimungsgeschichte. — Beitr. Biol. Pflanzen **50**: 21-112.

STOCKEY A.G. (1951): The contribution by the gametophyte to the classification of homosporous ferns. — Phytomorphology **1**: 39-58.

TROLL W. (1973): Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend Biologischer Grundlage. — 4. Aufl. unter Mitwirkung von K. HÖHN F. ENKE, Stuttgart.

TYRON A.M. & A.F. TYRON (1982): Ferns and Allied Plants. With Special Reference to Tropical America. — Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

ZIMMERMANN W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. — 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Wolfgang HAGEMANN
Werderplatz 11a
D-69120 Heidelberg
DEUTSCHLAND